

羊齒類ノ Gametophyte ニ關スル研究 (其二十三)*

羊齒類ニ於ケル胞子形質トソノ分類學的意義ニ就テ

百瀬 靜男

S. Momose: Studies on the Gametophyte of Ferns (XXIII).
On the characteristics of spores of Ferns and their systematic merits.

本研究ハ東京帝國大學理學部植物學教室ニ於ケル私ノ「羊齒類ノ有性世代ニ關スル研究」ノ一部ヲ成スモノデ絶ヘズ懇篤ナル御指導ヲ賜ハツテ居ル中井教授ニ對シ深ク感謝ノ意ヲ表スル次第デアル。

羊齒類ノ胞子ノ示ス諸形質ハ種類或ハ群ニヨツテ色々ツテ居リ、ソレガ分類學上ノ特徵トシテ採用シ得ルコトハ古クカラ知ラレタ事實デアツテ C. L. WILLDENOW (1810), W. J. HOOKER and R. K. GREVILLE (1827-1831), C. L. BLUME (1828-1829), C. DE MARTIUS (1834), C. B. PRESL (1836), S. ENDLICHER (1836-1840), G. KUNZE (1837), A. L. A. FÉE (1850-1852), T. MOORE (1857-1862), J. MILDE (1858, 1867) 等ハ何レモソノ代表的ナ分類學的著作ニ於テ羊齒類ノ胞子形質ヲ群或ハ種類ノ特徵ノ内ニ採用シ又ハ圖說シテ居ル。然シ此等ノ初期ノ羊齒學者ニヨル胞子形質ノ取扱ヒハ大體ニ於テ taxonomy ナ取扱ヒ以上ニハ一步モ出テ居ナイト見テモヨク又ソノ意味モ今日カラ見ルト極メテ皮相的ナモノデアル。而シテ此等ノ學者ニヨツテ成サレタ幾多ノ觀察ハ胞子形質ニ關スル一般的智識ヲ豊富ナラシムルコトニ貢獻シタコトハ見逃セヌ事實デアラウ。

今日ニ於ケル羊齒類ノ胞子ニ關スル吾人ノ智識內容ヲナスモノハ R. SADE-BECK (1898-1899), F. O. BOWER (1923), K. GOEBEL (1928-1930), D. H. CAMPBELL (1930), FR. VERDOORN (1938) =於ケルソレデアルガ。ソレハ彼等自身ニヨツテ成サレタ貢獻モ多イガ然シ一方 A. FISCHER VON WALDHEIM (1865), L. KNY (1872), E. RUSSOW (1872), J. TSCHISTIAKOFF (1874), C. LUERSSEN (1889), H. FISCHER (1892), R. P. GREGORY (1904), S. YAMANOUCHI (1908), E. HANNIG (1911) 其他ニヨル發生學的、細胞學的、形態學的ナ基礎研究ニヨルモノデアル。

* Contribution from the Laboratory of Systematic Botany (Prof. T. NAKAI) of the Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo Imperial University.

斯ル今日ノ意味=於ケル胞子ノ觀念ガ正確=羊齒類ノ分類學=導入セラレ、又胞子ノ示ス諸形質ガ今日=於ケルガ如クソノ分類學的特徵トシテ採用サレル様ニナツタノハ 19 世紀末葉以後ニ於テマアル。即チ近世ニ於ケル主要ナル羊齒學者デアル CHR. LUERSSEN (1889), L. DIELS 其他 (1899-1900), F. O. BOWER (1923-1928), D. H. CAMPBELL (1930), A. ENGLER—L. DIELS (1936), C. CHRISTENSEN (1939) 等ハ何レモソノ代表的ナ分類學的著述ノ内ニ於テ分類學的特徵ノツトシテ胞子形質ヲ採用シ、コレヲソク分類學的記述ノ内ニ取扱ツテ居ル。

斯クシテ此等ノ諸學者ニヨツテ分類學的特徵トシテ取扱ハレテ居ル胞子形質ハ 1) 各子囊内ニ生産サレル胞子ノ數、2) 胞子ノ大サ、3) 胞子ノ形ガ四面體 tetrahedral カ兩面體 bilateral カト云フコト、4) 胞子內容例ヘバ葉綠素ノ存否、5) 膜ノ構造特ニ周皮ノ有無 6) 膜ノ構造及ビ性質ニ基ク綜合的ナ形狀特ニ胞子表面ノ模様・性狀・色等等デアル。

此等ノ諸形質ノ内或ルモノハソノ分類學的價値ニ關シテ既ニ諸學者ニヨツテ研究セラレ又強調サレテ居ル。即チ

1892 年 K. PRANTL ハ胞子ノ形ガ四面體カ兩面體カト云フコトノ分類學的價値ヲ重視シ、囊堆ノ形質ト本形質ニヨツテ羊齒類ノ分類ヲ行ツタ。

1908 年 T. LAGERBERG ハ胞子膜ノ構造、性質ニ基ク表面ノ模様其他ガ種類ニヨツテ色々ト異ツテ居ルコトヲ強調シ、ソレガ分類學的價値ヲ有スルコトヲ述べ、1927 年 W. KARPOWICZ モ同様ナコトヲ論ジテ居ル。

1911 年 E. HANNIG ハ周皮ノ本體ヲ研究シテソノ分類學的意義ヲ論ジ、ソレノ存否ハ Polypodiaceae ノ分類ニ價値アルコトヲ結論シタ。

1923 年 F. O. BOWER ハ胞子ノ形・周皮ノ存否、膜ノ構造等ノ分類學的價値ヲ容認スルト共ニ更ニ此外各子囊内ニ生ズル胞子ノ數ガ分類學上ノ價値ヲ有スルコトヲ論ジタ。

斯クシテ羊齒類ノ胞子形質ハ古クカラ分類上ノ特徵トシテ採用サレ又ソノ分類學上ノ價値モ論ゼラレ且ツ容認サレテ來タノデアツテ今日ニ於テハ胞子形質ノ有スル分類學的價値ハ何人モ議論ノ餘地ナク肯定シ得ル所デアラウ。サレバコソ近代ノ分類學者ハ羊齒類ヲ分類スルニ際シテハソノ胞子形質ヲ分類學上ノ群ノ特徵ノ内ニ取入レ、又羊齒ヲ記載スルニ際シテハ何レモ胞子ノ形態ヲ記述ノ内ニ取扱ツテ居ルノデアル。

然レドモ K. PRANTL ヲ除イテハ胞子形質ヲ全面的ニ羊齒類ノ分類ニ應用シ、ソレヲ用ヒテ羊齒類ヲ分類シク學者ハ無イ様デアル。

私ハ數年來ナシ來ツタ羊齒類ノ有性世代ニ關スル研究ノ一部トシテ胞子ニ就イテモソノ全面的性質ヲ研究シテ來タノデアルガソノ結果胞子ノ示ス諸形質ハ今日一般ニ考ヘラレテ居ルヨリ以上ノ重要ナル分類學上ノ意義ヲ有スルモノデアルト云フ結論ニ到達シタ。

本稿ニ於テハ胞子ノ諸形質ノ内特ニ生活史ノ過程ニ於ケル機構ニ由來サレタ所ノ謂ハヤ ontogenetic characteristic トモ云フベキ一・二ノ形質即チ胞子形成 sporogenesis ノ機構ニ基ク胞子ノ基本形態及ビ原葉體構成ノ方向性ヲ決定スルト思惟サレル胞子發芽ノ様式ニ關シテ觀察セル諸相ヲ紹介シ、ソレ等ノ諸形質ガ羊齒類ノ系統探究ノ一つノ手ガカリト成シ得ル所以ヲ指摘シ、併セテ系統學的分類學ニ於テ所謂系統學的特徵ナルモノ、取扱ヒ方法ニツイテ卑見ヲ述べ見タイト思フ。

I. 胞子ノ形

羊齒類ニ於ケル胞子ノ基本形態ニハ四面體 tetrahedral 及ド兩面體 bilateral ナルニツノ様式ガアル。四面體ノ胞子ハ胞子形成 sporogenesis ニ於テ四分子 tetrads ノ形成ガ同時ニ行ハレ球形ノ胞子母細胞ガ六ツノ隔壁ニヨツテ分割スルコトニヨツテ生ジタ形態デアツテ上面觀ハ圓形乃至圓狀正三角形デアリ、側面觀ハ圓形乃至半圓形デアルガソノ腹面ニハ常ニ中心ヨリ稜ニ沿フテ射出シタ 3 本ノ稜線ヲ有スルコトニヨツテ區別セラレ、又兩面體ノ胞子ハ胞子形成ニ於ケル四分子ノ形成ガ繼續的ニ行ハレ胞子細胞ガ三ツノ隔壁ニヨツテ分割スルコトニヨツテ生ジタ形態デアツテ上面觀ハ橢圓形乃至線狀橢圓形デアリ、側面觀ハ半圓形乃至ハ腎臟形デアツテソノ腹面ニハ常ニ長徑ノ方向ニ 1 本ノ稜線ヲ有スルコトニヨツテ區別サレル。

此等ノ二形態ハ少數ノ例外ハアルガ羊齒類ニ於テハ分類學上ノ群ニヨツテ定ツテ居リ、K. PRANTL 氏ハ此等兩形態ノ分類學的價値ヲ重要視シテ叢堆ノ位置ト共ニ本形態ニヨツテ羊齒類ノ分類ヲ試ミタ。然シ此等兩形態ハ時ニハ極メテ近縁ナリト考ヘラレル群中、例ヘバ *Marattiaceae, Schizaeaceae* = 於テモ兩形態ガ現レルト云フコトハ以前カヲ既ニ知ラレ事實デアル。コノ事實ハ其ノ後ノ學者 HANNIG, BOWER 等ニヨリ胞子形態ノ分類學的價値ヲ減殺スルモノデアルト考ヘラレ、從ツテソノ後ニ於テ PRANTL ノ說ノ不當ヲ主張スルタメノ論據トサレテ居ル。然シ斯ル例外ハアツテモ胞子形態ハ “an uncertain guide to affinity” デアルコトハ一般ニ認メラレテ居リ、DIELS 其他、BOWER, C. CHRISTENSEN 等モソノ分類學的著述ニ於テ本形態ヲ分類學上ノ群ノ特徵ト

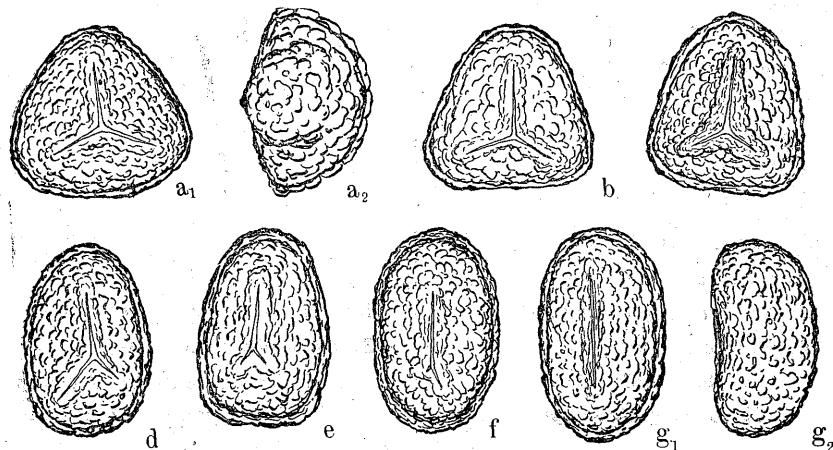
シテ重視シテ居ル。

此等兩形態ノ羊齒類ニ於ケル分布關係ヲ見ルニ下表ノ如クデアル。

Tetrahedral Spore	Bilateral Spore
<i>Ophioglossaceae</i>	
<i>Angiopteridaceae</i> (pro parte)	<i>Angiopteridaceae</i> (pro parte)
<i>Marattiaceae</i> (pro parte)	<i>Marattiaceae</i> (pro parte)
<i>Osmundaceae</i>	
<i>Aneimiacae</i>	
<i>Lygodiaceae</i>	
<i>Gleicheniaceae</i> (pro parte)	<i>Schizaceaceae</i>
<i>Matoniaceae</i>	<i>Gleicheniaceae</i> (pro parte)
<i>Hymenophyllaceae</i>	
<i>Loxsomaceae</i>	
<i>Plagiogyriaceae</i>	
<i>Dicksoniaceae</i>	
<i>Cyatheaceae</i>	
<i>Cheiropleuriaceae</i>	
<i>Parkeriaceae</i>	
<i>Dipteridaceae</i> (pro parte)	<i>Dipteridaceae</i> (pro parte)
<i>Polypodiaceae</i> (pro parte)	<i>Polypodiaceae</i> (pro parte)
I. <i>Dennstaedtioideae</i>	I. <i>Dennstaedtioideae-Hypolepis</i>
II. <i>Lindsayoideae</i> (pro parte)	II. <i>Lindsayoideae</i> (pro parte)
	III. <i>Davallioideae</i>
V. <i>Pteridoideae</i>	IV. <i>Oleandroideae</i>
VI. <i>Gymnogrammeoideae</i>	V. <i>Pteridoideae-Histiopteris</i>
VII. <i>Vittarioideae</i>	
	VII. <i>Vittarioideae</i>
	VIII. <i>Onocleoidae</i>
	IX. <i>Blechnoideae</i>
	X. <i>Asplenioideae</i>
	XI. <i>Woodsioideae</i>
	XII. <i>Dryopteridoideae</i>
	XIII. <i>Polypodioidae</i>
	XIV. <i>Elaphoglossoideae</i>

上表ヲ概觀シテ判ル様ニ四面體ノ形態ハ大體ニ於テ比較的原始的ナモノトサレテ居ル群ノ方向ニ偏在シ、兩面體ノ形態ハ比較的分化ノ進シングモノトサレテ居ル方向ニ偏在シテ居ル事實ガ見ラレル。而シテソノ内 *Filices Eusporangiatae* ニ於テハ *Ophioglossaceae*, *Filices Leptosporangiatae* = 于テハ *Osmundaceae*, *Parkeriaceae*, *Polypodiaceae* ノ内 *Cheilanthes* 等ノ如ク所謂原始的性質ヲ多分ニ有スル群ニ於テハソノ胞子ハ球形乃至ハ球形ニ近キ四面體デアル。然シスル形態ハ羊齒類全體カラ見レバ極メテ小部分ノ特別ナモノニ限ラレテ居ルト云フベク四面體ノ形態ハ羊齒類ニ於テハ球形乃至ハ球形ニ近イ形態ヨリモ寧ロ半球形乃至ハ半球形ニ近イ形態ヲツツテ現レルノガ普通デアル。

斯ル形態ノ胞子ヲ有スルモノヲ觀察スルニ同一個體ノモノニ於テモ漸次中間形ヲ經テ兩面體ノ形態ニ移行スル現象ガ見ラレル。第1圖ハ *Pteris cretica* =



第1圖 おほばらのものとさう *Pteris cretica* ノ胞子ガ基準形ノ四面體ヨリ
中間形ヲ經テ漸次兩面體ニ移行スル現象ヲ示ス (×365)。

a. 四面體ノ基準形胞子、a₁ ハ上面觀、a₂ ハソノ側面觀

b—f. 諸程度ノ現象ノ中間形胞子

g. 兩面體ノ胞子、g₁ 上面觀、g₂ 側面觀

於テ基準的ナ四面體ノ形態ヨリ中間的形態ヲ經テ漸次兩面體ノ形態ニ移行スル現象ヲ示シタモノデアル。斯ル現象ハ種類或ハ群ニヨツテ程度ノ差ハアルガ半球形又ハソレニ近キ四面體ノ胞子ヲ有スルモノニ於テハ普遍的ニ見ラレル。而シテ一方逆ニ兩面體ノ胞子ヲ有スルモノニ就テ觀察スルニ其處ニハ決シテ四面體ノ形態ハ現レテ來ナイ。

以上ノ事柄ハ筆者ノ採集シタ生ノ材料及ビ内外ヲ問ハズ東京帝國大學理學部植物學教室所藏ノ殆ンド全種類（特ニ *Polypodiaceae*）ノ標本ヲ材料トシテ觀察シタ結果デアツテ羊齒類ノ全體ニ通ズル現象ト見テモ不當デハナイト思フ。

斯ル現象ノ觀察カラ“現在ニ於テ四面體ノ形態、從ツテスル形態ヲ誘導スペキ胞子形成ノ機構 mechanism ハ不安定 labil ナモノデアリ、兩面體ノ形態、從ツテスル形態ヲ誘導スペキ胞子形成ノ機構ハ安定 stable ナモノデアル。ソシテ不安定ナ四面體ノ形態ヨリ漸次安定ナ兩面體ノ形態ニ移行セントスル傾向ガ見ラレル”ト云フコトガ出來ル。

コノコトハ種類ニ就テノミデハナク屬或ハソレ以上ノ分類學上ノ群ヲツテ見テモ同様ノコトガ云ヘル事實ガアル。例ヘバ *Lindsaya* = 就テ見レバ筆者ノ觀察セル 17 種ノ内 15 種ノ胞子ハ四面體デアツテ頻度ノ差異ハアルガ何レノ種類ニ於テモ兩面體ノ形態或ハソレヘノ移行形ヲ混ジテ居ル。サレバ本屬ノ胞子ノ基本形ハ四面體ト云ヘルノデアルガ他ノ 2 種即チ *L. cultrata* 及ビ *L. japonica* = 於テハ兩面體ノ胞子ガ見ラレル。又本屬ヲ含ム一群 *Lindsayoideae* C. CHRISTENSEN (1938) = ツイテ見レバ *Lindsaya* = 近縁ナル *Odontosoria* ハ四面體、*Stenoloma* ハ四面體又ハ兩面體、*Tapeinidium* ハ兩面體ノ胞子ヲ有スル。或ハ又 *Polypodiaceae* = 於テモ比較的自然的ナ一群デアルシ、*Vittarioideae* C. CHRISTENSEN (1938) = 於テハ *Vittaria* ハ兩面體デアルガ他ノ屬 *Hecistopteris*, *Monogramma*, *Vaginularia*, *Antrophyum*, *Anetium* = 於テハ四面體ノ形態ヲ基本形トスル。

以上ノ如キ諸觀察カラ推シテ胞子ノ狀態ガ四面體ヨリ兩面體ニ移行セントスル傾向ハ現在ニ於テノミナラズ過去ニ於テモ恐ラク同様デアツタト思ハレルノデアツテ、私ハ“胞子ノ兩面體ナル形質ハ四面體ノ形質ヨリ歴史的ニ漸次誘導サレテ來タモノデアル”ト結論シタイ。此等兩形質ノ羊齒類ニ於ケル分布ノ狀態及ビ今日マデニ知ラレテ居ル化石學上ノ事實ハコノ考ヘヲ裏書スルニ充分デアルト思ハレル。

同一ノ屬或ハ同一ノ種類ニ於テモ四面體及ビ兩面體ナル兩形態ガ兩現スルコトハ古クカラ知ラレ既ニ 1878 年ニ H. F. JONKMAN ハ *Marattiaceae* = 於テ斯ル事實ノアルコトヲ觀察シ、*Marattia* = 於テハ兩面體ノ胞子ノ方ガ四面體ヨリモ多ク、*Angiopteris* = 於テハ四面體ノ胞子ノ方ガ兩面體ヨリモ多イコトヲ報告シテ居ル。斯ルコトハソノ後モ色々ノ學者ニヨツテ注意サレテ來タノデアルガ單ニ形態上ノ變化 modification トシテ簡單ニ片付ケラレテ居テソノ意義ニ關シテハ形態學的ニ殆ンド論及サレテ居ナイ。然シ分類學ニ於テハコノ事實ハ

シバシバ議論サレテ來タノデアツテスル事實ハ胞子形態ノ分類學的價値ヲ不確實ナラシムルモノデアルト云フ考ヘガ今日マデ一般デアツタ。然シスル事實ハ上述ノ如キ現象ト見做シ得ルノデアツテ、從ツテ寧ロ羊齒類ノ系統關係ヲ考察スルタメノ重要ナル材料 data フナスモノデアルト云フベキデアル。

斯クシテ胞子ノ形態ガ四面體カ兩面體カト云フコトハ系統學上ノ特徵トシテ羊齒類ノ系統的類緣關係ヲ探究シ、ソレニヨツテ羊齒類ノ自然分類系ヲ求メル上ニ重要ナル價値ヲ有スルモノデアルト考ヘル。

而シテ又私ノ觀察ニヨレバ胞子ノコノ形質ニ關聯シテ四面體ノ胞子ニハ周皮ヲ有スルモノハ無クコレハ兩面體ノ胞子ノ一部ニ限ラレテ見ラレ、又原葉體ニ於ケル腺狀突起・刺狀毛等ノ附屬物ハ *Polypodiaceae* = 於テハ四面體ノ胞子ヲ有スル種類ニハ見ラレズ兩面體ノ胞子ヲ有スル種類ノ内ニノミ限ラレテ見ラレル等ノ事實ガアル。此等ノ形質ハ何レモ今日マデ羊齒類ノ類緣關係ヲ論ズル上ノ重要ナル比較ノ對照トサレテ來タモノデアツテスル事實カラモ胞子ノ斯ル形態ノ分類學的價値ハ今日一般ニ考ヘラレテ居ルヨリ以上ニ評價シテヨイト思フ (此項未完)。